

УДК [598.243.3:591.524.23](470.311)

**ВЛИЯНИЕ СТРУКТУРЫ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ЧИСЛЕННОСТЬ  
ДУПЕЛЕЙ (*GALLINAGO MEDIA*) (SCOLOPACIDAE, AVES)  
НА ТОКАХ**

**Т. В. Свиридова<sup>1</sup>, М. Ю. Соловьев<sup>2</sup>, А. А. Бажанова<sup>2</sup>, С. М. Соловьев<sup>3</sup>**

<sup>1</sup> *Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН  
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33*

<sup>2</sup> *Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова  
Россия, 119991, Ленинские горы, 1*

<sup>3</sup> *Заказник «Журавлиная Родина»  
Россия, 141912, Московская обл., Талдомский район, д. Дмитровка  
E-mail: t-sviridova@yandex.ru*

Поступила в редакцию 09.06.17 г.

**Влияние структуры растительности на численность дупелей (*Gallinago media*) (Scolopacidae, Aves) на токах.** – Свиридова Т. В., Соловьев М. Ю., Бажанова А. А., Соловьев С. М. – Численность птиц и структура растительности проанализированы на 13, 7 и 10 токах дупелей (*Gallinago media*), сформировавшихся на сельскохозяйственных землях Подмосквья в 2014 – 2016 гг. соответственно. Ежегодно на токах собирались не менее 120 – 130 особ., 82 – 94% из которых были самцами. Численность дупелей в течение сезона гнездования изменялась на разных токах не синхронно. Она не зависела от расположения токов в пойме или на водоразделе, а также от проницаемости почвы на токах. Для всего гнездового сезона (май – июнь) выявлена отрицательная корреляция численности птиц с высотой ( $n = 42$ ;  $R_s = -0.52$ ;  $p < 0.01$ ) и проективным покрытием ( $n = 44$ ;  $R_s = -0.56$ ;  $p < 0.01$ ) растительности на токах. В основной период активности дупелей (май – первая декада июня) пуассоновская регрессия показала отрицательное влияние средней высоты травостоя на численность птиц на токах ( $p = 0.0162$ ). Но при анализе перемещений 2 меченых самцов подобные закономерности четко не прослеживались. При этом для всего сезона гнездования получена отрицательная корреляция численности дупелей с дисперсией высоты травы ( $n = 42$ ;  $R_s = -0.48$ ;  $p < 0.01$ ) и положительная – с дисперсией проективного покрытия ( $n = 44$ ;  $R_s = 0.40$ ;  $p < 0.01$ ). Обнаружена корреляция численности птиц с представленностью наиболее низкотравной растительности (равной и ниже 10 см) как для всего гнездового периода ( $n = 42$ ;  $R_s = 0.51$ ;  $p < 0.01$ ), так и для периода основной активности дупелей ( $n = 30$ ;  $R_s = 0.41$ ;  $p < 0.05$ ). Сделан вывод о важности для дупелей при выборе мест токования не столько высоты травостоя, сколько разнородности его проективного покрытия и наличия более – менее обширных пятен с наиболее низкотравной растительностью.

*Ключевые слова:* дупель, *Gallinago media*, ток, структура растительности.

**Influence of the vegetation structure on the numbers of Great Snipes (*Gallinago media*) (Scolopacidae, Aves) on leks.** – Sviridova T. V., Soloviev M. Yu., Bazhanova A. A., and Soloviev S. M. – The numbers of birds and the vegetation structure were analyzed at 13, 7 and 10 leks of Great Snipes (*Gallinago media*) formed on agricultural lands in the Moscow Region in 2014 – 2016, respectively. Not less than 120 – 130 birds were concentrated on the leks annually, of which 82 – 94% were males. The abundance of Great Snipes changed asynchronously at different leks. It depended on neither the lek location (floodplain or watershed) nor the soil penetrability therein. A negative correlation was found between the bird numbers and the height of vegetation ( $n = 42$ ;  $R_s = -0.52$ ;  $p < 0.01$ ) and that with the coverage of vegetation ( $n = 44$ ;  $R_s = -0.56$ ;  $p < 0.01$ ) on the leks during the entire breeding season (May – June). Poisson regression has revealed a nega-

## ВЛИЯНИЕ СТРУКТУРЫ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ЧИСЛЕННОСТЬ ДУПЕЛЕЙ

tive impact ( $p = 0.0162$ ) of the average grass height on the bird numbers on the leks during the main period of activity of Great Snipes (May – the first 10 days of June). However, such relationships were not traced so clear by analyses of the movements of two marked males. A negative correlation between the bird numbers and the variation of grass height ( $n = 42$ ;  $R_s = -0.48$ ;  $p < 0.01$ ) and a positive one between the bird numbers and the variation in grass cover ( $n = 44$ ;  $R_s = 0.40$ ;  $p < 0.01$ ) were found for the entire breeding period (May – June). The numbers of Great Snipes positively correlated with the abundance of the lowest vegetation class (not higher than 10 cm) during the entire breeding period ( $n = 42$ ;  $R_s = 0.51$ ;  $p < 0.01$ ) as well as during the period of maximal activity of Great Snipes ( $n = 30$ ;  $R_s = 0.41$ ;  $p < 0.05$ ). A conclusion was made that the heterogeneity of the projective grass coverage and the presence of fairly large patches with the lowest vegetation rather than the grass height itself are of importance for Great Snipes when selecting sites for lekking.

*Key words:* Great Snipe, *Gallinago media*, lek, vegetation structure.

DOI: 10.18500/1684-7318-2017-4-404-416

### ВВЕДЕНИЕ

Дупель (*Gallinago media* Latham, 1787) – полигамный вид, самцы которого устраивают в ночное время «бои» на токах и спариваются там с самками (International..., 2004). Численность дупеля катастрофически снизилась в Европе, в течение XX в. На большей части Западной Европы этот вид прекратил гнездиться на сельскохозяйственных землях уже несколько десятилетий, а в ряде стран и более столетия (International..., 2004). В северном Подмоскowie его численность к середине XX в. также существенно снизилась (Конторщиков и др., 2014), но с конца 1990-х гг. отмечена тенденция к расширению присутствия дупеля в данном регионе (Свиридова и др., 2016 а, б). В этой связи представляется актуальным исследование современных предпочтений дупеля при выборе им местообитаний в районах гнездования. Прежде всего это касается сельскохозяйственных земель, где вид может быть наиболее уязвим.

На сельскохозяйственных землях дупель селится на средних по увлажненности и сырых, преимущественно пойменных, лугах; тока устраивает нередко на возвышающихся на фоне окружающей местности участках (Фокин, 2006; Морозов, 2013). Среди прочего, предполагается, что высокая трава осложняет взаимодействия дупелей на токах и увеличивает риск быть пойманными хищниками, поэтому птицы покидают токовище после отрастания там травы до 30 см, перемещаясь на более низкотравные участки (Фокин, 2006). Однако мы не обнаружили детальных количественных исследований влияния растительности на токах на численность там дупелей, за исключением работы А. Auninš (2001), и попытались осуществить эти исследования на севере Подмоскowie.

Дупели формируют тока в столь разнообразных местообитаниях (Морозов, 2013; Бажанова, Свиридова, 2016; Løfaldi et al., 1992), что очевидно – состояние растительности для вида должно быть важно не столько с точки зрения её флористического состава и состава растительного сообщества, сколько с точки зрения «физической» структуры растительности – её высоты и проективного покрытия. Общее распределение дупелиных токов в сельскохозяйственных угодьях севера Подмоскowie рассмотрено ранее (Бажанова, Свиридова, 2016). Задача настоящей статьи – анализ влияния структуры растительности на численность собирающихся

на токах дупелей. Последняя может зависеть и от иных экологических факторов, среди которых значимыми, в том числе в связи с рассмотрением структуры растительности на токах, могут быть ландшафтная приуроченность мест токования и проницаемость почвы на токах. В качестве дополнения к основной задаче мы проанализировали влияние на численность дупелей и этих двух факторов.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Проанализированы данные о токах дупелей, сформировавшихся в 2014 – 2016 гг. на сельскохозяйственных землях северного Подмосковья – в Апсаревском урочище заказника «Журавлиная Родина» и пойме р. Дубна (56°40' с.ш.; 37°40' в.д.). Характеристика района исследований дана ранее (Свиридова и др., 2016 б). В указанные годы в том числе осуществляли кольцевание птиц на токах и использовали светоотражающие метки, прикреплявшиеся на спины самцов в 2016 г.; методика учета численности дупелей изложена ранее (Свиридова и др., 2016 а, 2017).

В 2014 – 2016 гг. наблюдения проводили на 13, 7 и 10 токах соответственно. Суммарная численность дупелей на этих токах составляла не менее 120 – 130 особей ежегодно, из которых 82 – 94% были самцами (Свиридова и др., 2016 а; наши неопубл. данные). Максимальная численность одновременно собиравшихся на одном токе в мае–первой декаде июня птиц составляла от 7 до 33 особей. Состояние растительности и некоторые иные рассматриваемые в статье показатели проанализированы для 5 токов в 2015 г., 2 из которых располагались на водоразделе и 3 в пойме, и для 8 токов в 2016 г., включая 3 на водоразделе. Динамика численности дупелей в течение гнездового сезона проанализирована для всех токов, на которых регулярно учитывали птиц в 2014 – 2016 гг., в том числе там, где растительность не изучали.

Распределение дупелей по токам существенно зависит от характера весеннего половодья в поймах (Карпович, 1962 и др.). В годы нашей работы этот фактор не оказывал влияния, так как в 2014 – 2015 гг. р. Дубна не разливалась, а в 2016 г. половодье было непродолжительным, большинство токов не были залиты или освободились от воды к прилету дупелей. По данным ближайшей к району исследований метеостанции в г. Переславль-Залесский, среднемесячная температура в 2015 г. и в 2016 г. составляла, соответственно, в апреле +4.4°C и +6.6°C, в мае +13.5°C и +13.9°C, в июне +16.6°C и +16.2°C; среднее количество осадков – в апреле 46 мм и 35 мм, в мае 85 мм и 40 мм, в июне 47 мм и 67 мм (Булыгина и др., 2017). Вследствие более теплого апреля в 2016 г. начало вегетации травянистой растительности началось раньше, чем в 2015 г. Отличием 2015 г. было вдвое большее количество осадков в мае, значительная часть которых выпала в его второй половине.

Структуру растительности определяли на случайных площадках в пределах токов: при посещении тока 10 раз забрасывали там алюминиевую рамку размером 0.5×0.5 м, в границах которой оценивали проективное покрытие и делали 5 измерений высоты растительности. Учитывали проективное покрытие только поднявшегося в текущем сезоне травостоя; полегшую ветошь сухой травы приравнивали к поверхности земли. Измерения осуществляли 4 раза: первый раз во второй дека-

## ВЛИЯНИЕ СТРУКТУРЫ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ЧИСЛЕННОСТЬ ДУПЕЛЕЙ

де мая (12, 13, 17, 21 на разных токах в разные годы), второй – 1–3 июня, третий – 10 – 13 июня, четвертый – 20 – 24 июня. Для токов, где птицы начинали собираться только в июне, измерения в более ранние даты отсутствуют; в единичных случаях меньшее число измерений определялось невозможностью их проведения в нужную дату по независящим от нас причинам.

Дупели кормятся, зондируя сырую и влажную почву в поисках беспозвоночных животных (Løfaldi et al., 1992; International..., 2004). Кормовое поведение – не основной тип активности на токах, но многие самцы кормятся именно там или в непосредственной близости (Кузьмин, Никифоров, 1983; Korniluk et al., 2014). Поэтому в 2016 г. оценивали также проницаемость почвы на токах: в 10 точках в их пределах бросали с высоты 1.1 м вертикально вниз металлический стержень весом 235 г и измеряли глубину, на которую он вошел в землю. Этот показатель косвенно отражает проницаемость почвы для клюва дупелей и может служить условным индексом увлажненности почвы, которая, в свою очередь, влияет на обилие беспозвоночных.

Рассчитывали средние показатели высоты и проективного покрытия травянистой растительности, а также проницаемости почвы для каждого из токов в каждую из дат измерений. Далее оценивали зависимость от этих показателей численности дупелей на токах. Для выяснения связи всех упомянутых характеристик с численностью птиц использовали ранговый коэффициент корреляции Спирмена ( $R_s$ ). Дополнительно проверили возможную зависимость численности птиц на токах от расположения последних в пойме или на водоразделе с помощью непараметрического критерия Манна – Уитни (Mann – Whitney  $U$  test,  $U$ -критерий).

Рассчитывали также дисперсию высоты и проективного покрытия травостоя на токах в каждую из дат измерений и анализировали возможное влияние этого показателя на численность птиц на токах. Дисперсия отражает изменчивость всех исходных абсолютных измерений, поэтому ее можно принять за условный показатель разнородности растительности. Чем выше значения дисперсии высоты или проективного покрытия, тем выше разнородность участка по этим показателям.

Разброс абсолютных значений и высоты травы, и ее дисперсии был очень высок, поэтому для оценки разнородности структуры растительности по этому показателю осуществили дополнительный анализ, разбив исходные значения высоты на 4 класса. К первому классу относили значения высот травы до 10 см (включительно), ко второму – более 10 и до 20 см, к третьему – более 20 и до 30 см, к четвертому – более 30 см. Выделение последующих классов не имело смысла, так как на большинстве токов средний уровень травостоя достигал высоты более 30 см уже в конце сезона размножения дупелей. Суммарное число случаев наличия каждого высотного класса растительности в ту или иную дату рассматривали как характеристику представленности этих классов на токах. Далее оценивали зависимость численности птиц от представленности на токах каждого из высотных классов растительности.

Для изучения зависимости присутствия или численности дупелей на токах от средних значений высоты и проективного покрытия, представленности высотных классов растительности, года проведения исследований (2015 и 2016 гг.), взаимо-

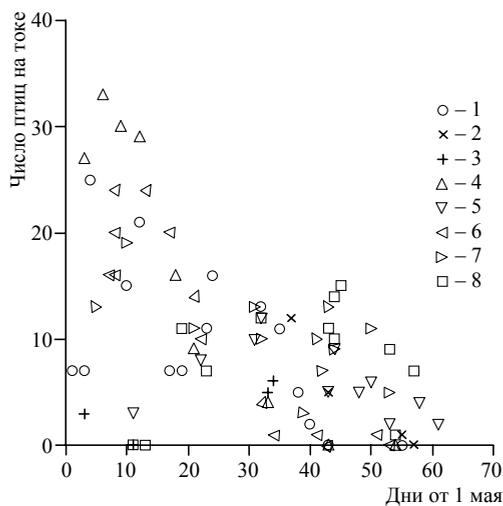
действия этих показателей, а также характеристики динамики численности дупелей в течение гнездового сезона использовали обобщенные линейные модели в виде логистической и пуассоновской регрессий для двоичных и счетных данных соответственно. Для корректировки обнаруженной по результатам пуассоновской регрессии избыточной дисперсии мы повторяли моделирование с использованием квазипуассоновской модели (Zuur et al., 2009), что позволило получить приемлемые по адекватности модели.

За 3 года отловов дупелей (2014 – 2016 гг.) зарегистрировали перемещения меченых самцов с одного тока на другой, а также перемещение птиц с одной «арены токования» на другую в пределах одного тока (при анализе каждую из них рассматривали как отдельный ток). Это дало возможность для сравнения структуры растительности на разных токах попарно с помощью непараметрического критерия Манна – Уитни: в даты, когда меченые птицы на токе присутствовали, и в даты, когда они его покинули, т.е. были встречены на другом токе, и т.п.

Статистический анализ осуществляли в пакете программ R (R Core Team, 2015). Различия считали достоверными при  $p < 0.05$ .

## РЕЗУЛЬТАТЫ

*Динамика численности дупелей на токах района исследований.* В северном Подмоскowie дупели начинают формировать тока и активно там токовать с первой декады мая. В течение гнездового сезона численность собирающихся на токах дупелей уменьшается: самки приступают к насиживанию; постепенно снижается токовая активность самцов. На разных токах района исследований численность дупелей в 2014 – 2016 гг. менялась несинхронно (рисунок). Из рисунка видно, что снижение численности дупелей на токах более выражено в первые 40 дней от даты



Численность птиц на токах в мае – июне 2014 – 2016 гг. в зависимости от даты

начала сезона размножения дупелей (1 мая), хотя есть тока, где эта закономерность не так очевидна (см., например, ток № 8). Обобщенные линейные модели (квазипуассоновская модель) показали незначимость факторов взаимодействия года с численностью и года с датой.

Во второй половине июня многие дупели прекращают собираться на токах вследствие окончания сезона размножения. Самое позднее токование в сельскохозяйственных угодьях района исследований отмечали 28 – 30 июня. При анализе влияния структуры растительности на дупелиных токах на численность там птиц необходимо иметь в виду и это снижение, не зависящее от изме-

## ВЛИЯНИЕ СТРУКТУРЫ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ЧИСЛЕННОСТЬ ДУПЕЛЕЙ

нений структуры растительности. Поэтому помимо данных, полученных для всего гнездового сезона (май – июнь), анализировали и данные только для периода основной активности дупелей (май – первая декада июня), исключая из выборки измерения за 20 – 24 июня.

*Ландшафтная приуроченность токов и проницаемость почвы.* Анализ с использованием коэффициента корреляции Спирмена не выявил зависимости численности дупелей на токах ни от ландшафтного расположения токов (пойма, водораздел), ни от проницаемости почвы и для всего гнездового сезона, и для периода основной активности дупелей.

*Высота, проективное покрытие и разнородность растительности на токах.* Численность дупелей на токах отрицательно коррелировала с высотой растительности как в течение всего гнездового сезона ( $n = 42$ ;  $R_s = -0.52$ ;  $p < 0.01$ ), так и в период основной активности дупелей ( $n = 30$ ;  $R_s = -0.41$ ;  $p < 0.05$ ). Для проективного покрытия получены аналогичные зависимости ( $n = 44$ ;  $R_s = -0.56$ ;  $p < 0.01$  и  $n = 32$ ;  $R_s = -0.45$ ;  $p < 0.01$  соответственно).

Анализируя разнородность растительности на токах, исходили из предположения, что для дупелей могут иметь значение не столько абсолютные значения высоты травостоя или его проективного покрытия, сколько степень изменчивости этих показателей на участке токования. Для всего гнездового сезона получена отрицательная корреляция численности дупелей с дисперсией высоты травы ( $n = 42$ ;  $R_s = -0.48$ ;  $p < 0.01$ ) и положительная – с дисперсией проективного покрытия ( $n = 44$ ;  $R_s = 0.40$ ;  $p < 0.01$ ). То есть прослеживается тенденция того, что птиц больше на токах, где выше разнородность проективного покрытия растительности, но не высоты травостоя. Но для основного периода активности дупелей корреляция численности птиц с дисперсией и высоты ( $n = 30$ ;  $R_s = -0.30$ ; ns), и проективного покрытия ( $n = 32$ ;  $R_s = 0.32$ ; ns) растительности незначима.

Чтобы нивелировать широкий разброс исходных абсолютных значений высоты растительности, провели анализ влияния высоты травостоя на дупелей также по классам высотности. Численность дупелей на токах положительно коррелировала с классом наиболее низкотравной растительности, равной и ниже 10 см, как для всего гнездового периода ( $n = 42$ ;  $R_s = 0.51$ ;  $p < 0.01$ ), так и для периода основной активности дупелей ( $n = 30$ ;  $R_s = 0.41$ ;  $p < 0.05$ ), а отрицательно – со всеми другими классами высотности травы ( $n = 42$ ;  $R_s = -0.33$  и  $R_s = -0.38$  при  $p < 0.05$  и  $R_s = -0.45$ ,  $p < 0.01$  соответственно) для всего гнездового периода, но не для периода основной активности дупелей ( $n = 30$ ;  $R_s = -0.33$ ,  $R_s = -0.30$  и  $R_s = -0.25$  соответственно; ns). При этом представленность на токах класса наиболее низкотравной растительности отрицательно коррелирует с проективным покрытием ( $R_s = -0.71$ ,  $p < 0.05$ ) – т.е. на участках, где имеется больше низких растений и общее проективное покрытие растительности ниже.

Для основного периода активности дупелей с помощью логистической и пуассоновской регрессий исследовали несколько моделей, где зависимой переменной было присутствие или численность дупелей на токах, а независимыми – разные сочетания средних значений высоты и проективного покрытия, представленности на токах высотных классов растительности, года проведения исследований.

Взаимодействие с годом исследований всех остальных независимых переменных было незначимым.

Согласно единственной достоверной модели отрицательное влияние на численность дупелей на токах в основной период активности птиц оказывает средняя высота травостоя – чем она больше, тем меньше птиц на токах ( $E = -0.006982 \pm 0.002729$ ,  $p = 0.0162$ ). Иные модели могли быть недостоверны как из-за отсутствия влияния других характеристик на численность дупелей, так и из-за небольшой выборки данных для основного периода активности птиц, либо отсутствия в модели каких-либо значимых для вида, но не учтенных нами факторов.

*Растительность на токах, где отмечены перемещения птиц.* Наблюдали два перемещения меченых самцов с одного тока на другой, которые мы считаем подтвержденным прекращением использования ими первого из токов и окончательным перемещением в новое место. В 2016 г. перемещение регистрировали с помощью светоотражающей метки на птице, а не переотлова окольцованного ранее дупеля. В этом случае самца при повторных встречах нельзя было распознать индивидуально, но был точно определен ток, на котором его пометили при отлове.

Сравнение структуры растительности на токах в даты, когда окольцованные птицы там присутствовали, и в даты, когда и меченые самцы точно покинули эти тока (т.е. были обнаружены на другом токе) и 90 – 100% других самцов перестали там собираться, представлены в табл. 1. Из нее видно, что в обоих случаях высота растительности и проективное покрытие на токах, когда самцы их покинули, была достоверно выше, чем в даты, когда птицы использовали эти тока.

Таблица 1

Состояние растительности на токах в даты, когда меченые дупели там присутствовали (более ранние даты) и в даты, когда меченые самцы переместились с этого на другой ток (более поздние даты)

Самец А (ток 1)			Самец Б (ток 1)		
Дата	$h$ , мм	$cov$ , %	Дата	$h$ , мм	$cov$ , %
01.06.15	140.8±70.7	58±14.2	01.06.16	143.6±75.8	89.0±7.4
10.06.15	265±138.9	75.5±14.0	13.06.16	253.9±150.3	96.0±6.6
	$p < 0.0001$	$p < 0.05$		$p < 0.0001$	$p < 0.05$

*Примечание.*  $h$  – высота,  $cov$  – проективное покрытие.

Сравнили также высоту растительности в одну и ту же дату на токах, откуда меченые птицы переместились (ток 1) и на токах, куда они переместились и продолжали там токовать в рассматриваемую дату (ток 2; табл. 2). Самец Б токовал в июне на участке с меньшей высотой травы и проективным покрытием, но для самца А это не подтверждается.

Для полноты анализа сравнили также состояние растительности на исходном токе (ток 1) и участке, куда меченая птица переместилась (ток 2) в те даты, когда птица присутствовала на каждом из этих токов (табл. 3). Предполагали, что разница в высоте и проективном покрытии на токах, когда каждый из них использовали птицы, должна отсутствовать. Но это предположение не подтвердилось. В более поздние даты самцы токовали как на участке с достоверно более низкими травой и

## ВЛИЯНИЕ СТРУКТУРЫ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ЧИСЛЕННОСТЬ ДУПЕЛЕЙ

проективным покрытием (самец Б), так и на участке с достоверно более высокой травой и проективным покрытием (самец А), по сравнению с «исходным» током.

**Таблица 2**

Состояние растительности в одну и ту же дату на токах, которые меченые птицы посещали в начале сезона гнездования (ток 1), и на токах, куда они переместились к указанной в таблице дате (ток 2)

Ток	Самец А			Самец Б		
	Дата	<i>h</i> , мм	<i>cov</i> , %	Дата	<i>h</i> , мм	<i>cov</i> , %
1	10.06.15	265±138.9	75.5±14.0	13.06.16	253.9±150.3	96.0±6.6
2	10.06.15	309±185.1	76.5±19.6	13.06.16	75.2±80.5	68.0±27.5
		ns; <i>p</i> = 0.262	ns; <i>p</i> = 0.591		<i>p</i> < 0.00001	<i>p</i> = 0.005

*Примечание.* *h* – высота, *cov* – проективное покрытие.

**Таблица 3**

Состояние растительности на токах, которые меченые птицы посещали в начале сезона гнездования (ток 1), и на токах, куда они переместились (ток 2), в даты, когда птицы использовали каждый из них

Самец А			Самец Б		
Дата	<i>h</i> , мм	<i>cov</i> , %	Дата	<i>h</i> , мм	<i>cov</i> , %
01.06.15 (ток 1)	140.8±70.7	58±14.2	01.06.16 (ток 1)	143.6±75.8	89±7.4
10.06.15 (ток 2)	309±185.1	76.5±19.6	13.06.16 (ток 2)*	75.16±80.5	68±27.5
	<i>p</i> < 0.0001	<i>p</i> < 0.05		<i>p</i> < 0.0005	<i>p</i> < 0.05

*Примечание.* *h* – высота, *cov* – проективное покрытие.

В 2016 г. отметили смещение «арены токования» самцов в пределах одного тока на расстояние 65 – 70 м. Сравнение состояния растительности на «исходной» и более поздней «аренах токования» приведены в табл. 4. Из нее следует, что дупели в июне постепенно переместились для токования на участок с более низкой и разреженной растительностью.

**Таблица 4**

Состояние растительности на ранней (май – 1 июня) и более поздней (1 – 13 июня) «аренах токования» в пределах одного тока

Арена токования	Дата (число птиц, особ.)	<i>h</i> , мм	<i>cov</i> , %	Дата (число птиц, особ.)	<i>h</i> , мм	<i>cov</i> , %
Исходная	22.05.16 (8+? особ.)	56.4±64.3	59±18.97	01.06.16 (2 особ.)	168.8±126.1	82.5±12.1
Поздняя	01.06.16 (10 особ.)	89.9±100.1	66±13.7	01.06.16 (10 особ.)	89.9±100.1	66±13.7
		ns; <i>p</i> = 0.293	ns; <i>p</i> = 0.446		<i>p</i> < 0.0005	<i>p</i> < 0.05
Исходная	13.06.16 (0 особ.)	151.9±109.8	93±11.1	01.06.16 (2 особ.)	168.8±126.1	82.5±12.1
Поздняя	13.06.16 (9 особ.)	68.4±95.8	81±9.9	13.06.16 (9 особ.)	68.4±95.8	81±9.9
		<i>p</i> < 0.0001	<i>p</i> < 0.05		<i>p</i> < 0.0001	ns; <i>p</i> = 0.56

*Примечание.* *h* – высота, *cov* – проективное покрытие.

## ОБСУЖДЕНИЕ

На значительной части гнездового ареала дупель обитает преимущественно в поймах (International..., 2004). По нашим данным, ландшафтная приуроченность токов не влияла на присутствие и численность там дупелей. Не выявлено влияния на эти показатели и проницаемости почвы на токах северного Подмосковья. Хотя в Скандинавии и Латвии показано, что проницаемость и влажность почвы, определяющие возможности для кормежки вида, влияют на присутствие дупелей в районах гнездования (Løfaldi et al., 1992; Auniņš, 2000).

Переходя к основной части обсуждения, нельзя не упомянуть, что в разных районах гнездового ареала выявлены факты использования частью дупелей в течение одного гнездового сезона нескольких токов попеременно (Карпович, 1962; Korniluk et al., 2014). В Польше с помощью регистраторов, которыми были снабжены дупели, обнаружили, что доля самцов, токующих более чем на одном токе изредка или регулярно, может составлять до 38 и 28.5% соответственно (Korniluk et al., 2014). В Швеции же около 77 – 81% самцов использовали в течение гнездового сезона один ток (Фокин, 2006; Höglund, Lundberg, 1987). Вкупе с ночным образом жизни дупелей и, зачастую, большими расстояниями между токами, это осложняет любые исследования по виду, в том числе по оценкам его численности и предпочтению тех или иных характеристик местообитаний на токах.

Все перемещения меченых самцов в северном Подмосковье в 2014 – 2016 гг. зарегистрированы уже в июне, а не в мае, в том числе самцов, перемещавшихся между не рассматриваемыми в этой статье токами (наши неопубл. данные). Свидетельствует ли это о меньшей, чем в Польше, доле самцов, использующих более одного тока в гнездовом сезоне, однозначно сказать сложно. Рассмотренные в этой статье перемещения меченых самцов мы считаем именно окончательными перемещениями дупелей с «исходных майских» токов на иные тока, а не «скачками» самцов между выбранными для сравнения токами. При этом исходим из того, что обратного перемещения меченых птиц на исходные тока в июне не регистрировали, частично это подтверждается и окончанием использования «исходных токов» большинством дупелей.

Ранее высказывались предположения, что дупели покидают токовище после отрастания там травы до 30 см, перемещаясь на более низкотравные участки (Фокин, 2006). Собственные наблюдения заставляли нас предположить, что птицы скорее реагируют не на высоту травостоя, тем более столь конкретную – 30 см, а на ее разнородность, предпочитая участки, где более выражена неоднородность высоты растительности и ниже проективное покрытие, поэтому проверяли влияние и этих факторов.

Проведенный нами с помощью разных подходов анализ в большинстве случаев подтверждает предположение о перемещении дупелей на другие тока в случаях, когда растительность на участке, где птицы начали токовать в начале сезона размножения, становится выше и гуще. Численность дупелей отрицательно коррелировала со средними значениями высоты и проективного покрытия растительности на токах как для всего гнездового сезона, так и для периода основной активности дупелей – т.е. чем выше была трава и ее покрытие, тем меньше птиц присутство-

## ВЛИЯНИЕ СТРУКТУРЫ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ЧИСЛЕННОСТЬ ДУПЕЛЕЙ

вало на токе. Единственная достоверная модель регрессионного анализа подтверждает эту закономерность для высоты травостоя в основной период активности дупелей. Смещение «арены токования» дупелей в пределах одного тока в течение сезона гнездования также произошло с участка с высокой и густой травой на участке с более низкой и разреженной растительностью.

Вместе с тем при анализе перемещений двух меченых самцов тенденция «избегания» дупелями участков с более высокой травой и проективным покрытием четко не прослеживается (см. табл. 1 – 3). Не подтверждается кажущееся логичным отсутствие различий высоты и проективного покрытия на токах откуда и куда переместились дупели в те даты, когда птицы использовали каждый из них. Кроме того, самец А токовал после перемещения на токе с достоверно большей высотой и проективным покрытием растительности, по сравнению с током, где этого самца отмечали в начале сезона размножения.

При анализе изменчивости (дисперсии) высоты и проективного покрытия, а не их абсолютных значений, для всего гнездового сезона прослеживается тенденция того, что птиц больше на токах, где выше разнородность проективного покрытия растительности, но не высоты травостоя. Но для основного периода активности дупелей такая корреляция численности птиц с дисперсией высоты и проективного покрытия не подтвердилась статистически, что возможно и из-за меньшей выборки данных для этого периода. Единственной же более менее прослеживаемой тенденцией влияния разнородности высоты травостоя на численность дупелей, достоверной и для основного периода активности птиц, оказывается представленность на токах класса растений ниже 10 см.

Отрицательная корреляция классов более высокой растительности, в частности выше 30 см, с численностью птиц не подтверждается для периода основной активности дупелей, а для всего сезона гнездования она может в существенной степени определяться приближением конца сезона размножения и снижением численности дупелей во второй половине июня из-за иных, внутрипопуляционных, причин. Последние мы не можем оценить количественно, но они могут оказывать более существенное влияние на численность птиц на токах во второй половине июня, чем состояние растительности. При исследованиях, проведенных в Латвии, класс растительности выше 30 см вообще не был представлен на токах, хотя исследования там также осуществляли в течение всего гнездового сезона (Aunīņš, 2000). Возможно, именно эти данные послужили основой для предположения, что дупели избегают участков с высотой растительности более 30 см (Фокин, 2006).

По полученным нами результатам складывается впечатление, что дупели скорее не «избегают» участков с каким-то определенным средним уровнем травостоя, оказывающимся для них слишком высоким (выше 30 см или иным), а используют для токования места, где имеются большие или меньшие по площади низкотравные участки (ниже 10 см). В этом контексте случай с меченым самцом А, на первый взгляд противоречащий общей картине, выглядит несколько иначе. Самец А токовал 10.06.2016 г. на токе 2 с большей средней высотой травы и практически таким же, как на исходном токе 1, проективным покрытием на эту же дату (около

75%). Но «свободные» от растительности 25% были по-разному распределены на сравниваемых токах. На токе 1, который самец А прекратил использовать, не покрытая растительностью поверхность равномерно распределялась по пространству тока. А на токе 2, который самец А продолжал использовать, эти 25% были представлены относительно большими пятнами полегшей сухой ветоши: в мае она долго находилась под водой, а в июне освободилась от воды, но продолжала препятствовать росту травы текущего года. Именно эти пятна использовал для токовых демонстраций самец А, несмотря на то, что окружающая эти «проплешины» трава была существенно выше, чем на многих иных участках лугов. Слушания токования в подобных местах отмечены нами не единожды и у других особей.

Несмотря на различавшиеся методы сбора и анализа исходных характеристик дупелиных токов, наши выводы о «предпочтениях» дупелей согласуются с результатами, полученными в Латвии. Там наилучшая модель показала, что дупелям подходит приподнятый участок луга с неоднородной (по видовому составу) и разреженной (по проективному покрытию) растительностью текущего года и плотным слоем сухой прошлогодней ветоши (Auniņš, 2000). При этом высота растительности, анализирувавшаяся авторами по двум категориям – ниже и выше 30 см, не влияла на присутствие или отсутствие дупелей. Мы не анализировали количественно имевшуюся на многих токах сухую ветошь, так как 46 – 50% дупелиных токов располагались в северном Подмоскowie на неиспользуемых лугах (Бажанова, Свиридова, 2016). Это, как и в Латвии (Auniņš, 2000), скорее отражает современное преобладание в регионе неиспользуемых лугов, нежели предпочтения вида (Бажанова, Свиридова, 2016). Вместе с тем плотная многолетняя ветошь сухой травы существенно, а иногда полностью затрудняет рост травостоя текущего года, тем самым уменьшая проективное покрытие зеленой растительности и способствуя увеличению разнородности местообитания, которая, с нашей точки зрения, и привлекает дупелей.

Во второй половине сезона гнездования не исключена также вероятность перемещения дупелей на другие тока не столько из-за состояния растительности, сколько из-за наличия на том или ином токе самок. Большинство самок к концу мая уже насиживают кладки, поэтому теоретически «стимулом» для перемещения самцов с того или иного тока в первой половине июня может быть и фактор прекращения посещения этих токов самками. Тем более что у этого вида предполагают ведущую роль самок при выборе партнера для спаривания (Sæther et al., 2005). Однако это вопрос для отдельного исследования.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в условиях северного Подмоскowie не обнаружено зависимости численности дупелей на токах ни от ландшафтного расположения этих токов – в пойме или на водоразделе, ни от проницаемости почвы на токах. Структура же растительности на токах оказывает влияние на численность там дупелей. Численность дупелей на токах отрицательно коррелировала с высотой и проективным покрытием растительности как в течение всего гнездового сезона, так и в период основной активности дупелей. При этом при выборе мест токования наибольшее

## ВЛИЯНИЕ СТРУКТУРЫ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ЧИСЛЕННОСТЬ ДУПЕЛЕЙ

значение имеет не столько высота травостоя, сколько разнородность его проективного покрытия и наличие более-менее обширных пятен с наиболее низкотравной растительностью.

Авторы статьи выражают благодарность исследователям и волонтерам заказчика «Журавлиная Родина», помогавшим в работе в 2014 – 2016 гг., особенно В. О. Авданину, В. В. Головнюку, О. С. Гринченко, Д. Б. Кольцову, С. А. Коркиной, К. А. Любимовой, А. В. Севрюгину, Д. В. Хотину, К. В. Щербакову.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Бажанова А. А., Свиридова Т. В.* Местообитания дупеля в сельскохозяйственных угодьях севера Подмосковья // Птицы и сельское хозяйство : материалы I междунар. орнитол. конф. «Птицы и сельское хозяйство : современное состояние, проблемы и перспективы изучения» / под ред. Т. К. Железновой, Л. В. Маловичко. М. : Знак, 2016. С. 30 – 35.

*Булыгина О. Н., Разуваев В. Н., Александрова Т. М.* Описание массива данных суточной температуры воздуха и количества осадкой на метеорологических станциях России и бывшего СССР (ТТТР). Свидетельство о государственной регистрации базы данных № 2014620942 / ВНИИГМИ-МЦД. Обнинск, 2017. URL: <http://meteo.ru/data/162-temperature-regisrcipitation#описание-массива-данных> (дата обращения: 20.05.2017).

*Карпович В. Н.* Изучение природы дупелиного тока методом кольцевания // Тр. Окского гос. заповедника. Вологда : Вологодское кн. изд-во, 1962. Вып. IV С. 185 – 191.

*Конторщиков В. В., Гринченко О. С., Свиридова Т. В., Волков С. В., Шариков А. В., Хромов А. А., Зубакин В. А., Кольцов Д. Б., Коновалова Т. В., Смирнова Е. В., Иванов М. Н., Макаров А. В., Севрюгин А. В.* Птицы Журавлиной Родины и окрестностей: распространение и численность // Вестн. Журавлиной Родины. М. : Голос, 2014. Вып. 2. С. 76 – 77.

*Кузьмин И. Ф., Никифоров Л. П.* Поведение дупелей на токах // Поведение животных в сообществах : материалы III Всесоюз. конф. по поведению животных. М. : Наука, 1983. Т. 2. С. 270 – 272.

*Морозов В. В.* Дупель // Полный определитель птиц Европейской части России / под ред. М. В. Калякина. М. : Фитон, 2013. Ч. II. С. 105 – 108.

*Свиридова Т. В., Кольцов Д. Б., Гринченко О. С., Зубакин В. А., Конторщиков В. В., Волков С. В.* Дупель (*Gallinago media*) на северо-востоке Подмосковья в 1980 – 2014 гг. // Вопросы экологии, миграции и охраны куликов Северной Евразии : материалы 10-й юбилейной конф. Рабочей группы по куликам Северной Евразии. Иваново : Изд-во Иван. гос. ун-та, 2016 а. С. 334 – 341.

*Свиридова Т. В., Волков С. В., Гринченко О. С., Кольцов Д. Б.* Мониторинг птиц и их местообитаний в сельскохозяйственных ландшафтах северного Подмосковья : итоги 20-летних наблюдений // Птицы и сельское хозяйство : материалы I междунар. орнитол. конф. «Птицы и сельское хозяйство : современное состояние, проблемы и перспективы изучения» / под ред. Т. К. Железновой, Л. В. Маловичко. М. : Знак, 2016 б. С. 268 – 277.

*Свиридова Т. В., Бажанова А. А., Соловьев С. М.* Проекты по изучению и сохранению куликов на северо-востоке Подмосковья в 2015 – 2016 гг. // Информационные материалы рабочей группы по куликам Северной Евразии. М., 2017. № 30. С. 42 – 45.

*Фокин С. Ю.* Охота на болотно-луговую дичь. М. : Вече, 2006. 352 с.

*Auniņš A.* Territorial distribution, numbers and habitat selection of Great Snipe in Latvia : historical information and the current situation (1999 – 2001) // Putni Daba. 2001. Suppl. 1. P. 4 – 12.

*Höglund J., Lundberg A.* Sexual selection in a monomorphic lek-breeding bird : correlates of male mating success in the great snipe *Gallinago media* // Behavioral Ecology and Sociobiology. 1987. Vol. 21, iss. 4. P. 211 – 216.

International Single Species Action plan for the conservation of the Great Snipe // AEWA Technical Series. 2004. № 5. 41 p.

*Korniluk M., Świętochowski P., Tumiel T., Wereszczuk M., Białomyzy P., Grygoruk G., Iliszko L.* Ranging behaviour of Great Snipe males in E Europe – GPS telemetry results // Wader Study Group Bull. 2014. Vol. 121, iss. 3. P. 219.

*Løfaldi L., Kålås J. A., Fiske P.* Habitat selection and diet of Great Snipe *Gallinago media* during breeding // Ibis. 1992. Vol. 134, iss. 1. P. 35 – 43.

R Core Team. R : A language and environment for statistical computing / R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria, 2015. Available at: <https://www.R-project.org/> (accessed 20 March 2017).

*Sæther S. A., Baglo R., Fiske P., Ekblom R., Höglund J., Kålås J. A.* Direct and undirect mate choice om leks // American Naturalist. 2005. Vol. 166, № 2. P. 145 – 157.

*Zuur A., Ieno E. N., Walker N., Saveliev A. A., Smith G. M.* Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R. Berlin : Springer Sci., 2009. 574 p.